

Title	6.植物の主根の形態形成に見られる時空間構造(「パターン形成、運動及びその統計」研究会,研究会報告)
Author(s)	江崎, 秀; 都甲, 潔; 山藤, 馨
Citation	物性研究 (1990), 54(4): 259-267
Issue Date	1990-07-20
URL	http://hdl.handle.net/2433/94114
Right	
Type	Departmental Bulletin Paper
Textversion	publisher

6. 植物の主根の形態形成に見られる時空間構造

近畿大・九州工 江崎 秀

九州大・工 都甲 潔, 山藤 馨

1. はじめに

生物は様々な形態形成を行いながら成長していくが、形態的には均一であっても、成長に伴ってその周囲に電気化学的な不均一性を生じている事が多く見られる。例えば車軸藻の節間細胞は光照射により pH のバンドパターンを形成し⁽¹⁾、海産の藻フークスの卵は、仮根の形成に先だって電流の流入が生じるなど⁽²⁾、生物が成長していく過程で電気化学的パターンを形成するのは広く見られる現象である。マメ科の植物であるアズキにおいては、根の近傍の外部電位を測定すると、根の全域にわたり軸方向に沿ってバンド状の周期的な電位パターンが自発的に形成され、伸長領域付近では特徴的な固有のパターンを示す⁽³⁾。さらに、根は電位の空間パターンを形成するのみでなく、周期数分の電位の時間振動も起こしている⁽⁴⁾。この、根の周囲に形成される電位の時間的・空間的構造は、非常に安定した構造であり、成長と共に動的に維持されている。本小論では、根の表面電位の時空間構造の特徴について述べ、成長現象との関わりを考察する。

2. アズキの根にみられる電氣的パターン

植物の根は、伸長機能に関して、軸に沿って4つの領域に分けられる。アズキの根の場合、先端から約0.5 mmの範囲は根冠と呼ばれる領域で、先端の保護や重力刺激の受容を行っている。そのすぐ後方の約0.5 mmの範囲が分裂領域と呼ばれる部分で、ここで細胞分裂が活発に行われ、ここから根冠や基部側の細胞が生み出される。分裂領域の後方約4 mmが伸長領域で、個々の細胞が長軸方向へ伸長する事で、個体としての伸長が生じる。伸長領域よりも基部側は既長領域であり、ここではもはや伸長は見られない。

根を水溶液中で成長させると、根はその周囲に電界を形成し、数mV程度

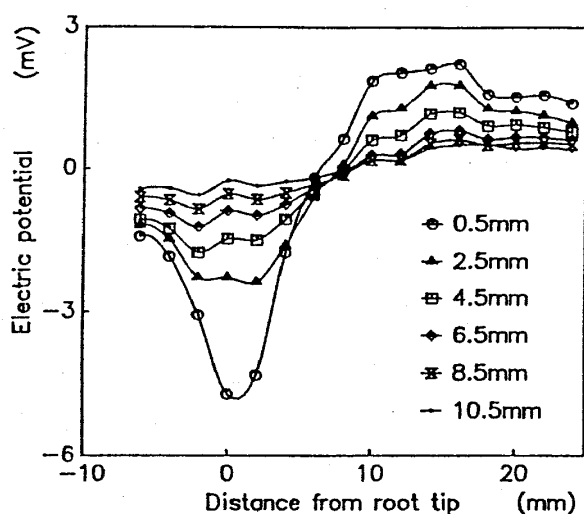


図1 電位の空間分布

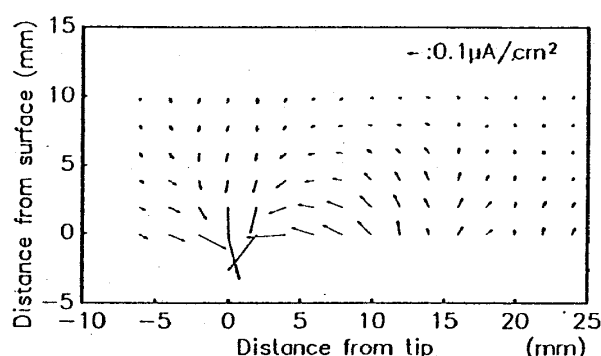


図2 電流の空間分布

幅は小さいが一定ではなく、20 mm程度の周期的構造が見られる。2次元平面上の電位分布から、電流分布を求めた結果を図2に示す。電流を作り出すのは各種のイオンであり、イオンは電界と濃度勾配にしたがって流れるが、濃度勾配が小さく電気伝導度は場所によらず一定であると仮定して電流密度を計算した⁽⁵⁾。根の基部側から先端に向かって電流が流れている様子が判る。電流密度は最大で約 $0.5 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ であり、植物以外の多くの生物で同程度の大きさの電流が観測されている。電流は、伸長領域の周囲に形成されているが、伸長領域が、先端からおよそ1 mmより5 mmまでの狭い範囲であるのに対し、水溶液中の電流は10 mmを越える長いループを形成しており、既長領域を含む広い範囲の相互作用があると思われる。

根が10 cm以上伸びてくると、主根の周囲に側根が形成されてくる。主根同様、側根の形成時にも、特徴的な表面電位のパターンが現れる。図3に

の電位の不均一性が発生する。図1は根の先端付近の水溶液中の典型的な電位パターンを示している。根を薄い層状の水溶液の中に水平に置いた状態で、水溶液中に広がる電位分布を2次元的に測定した結果である。図の中の各データ系列は、根の軸に沿った電位パターンであり、図の中の数値は根の表面からの距離を意味している。根に沿った電位パターンは、根の表面からの距離によらず似た形状を持っているが、根から離れるに従って振幅が減衰していく事が判る。先端付近に電位の谷があり、先端から15 mm程度後方の電位が比較的高い。この事は、後方から先端に向かって電流が流れている事を示唆している。図に示していないさらに基部側でも、電位パターンは振

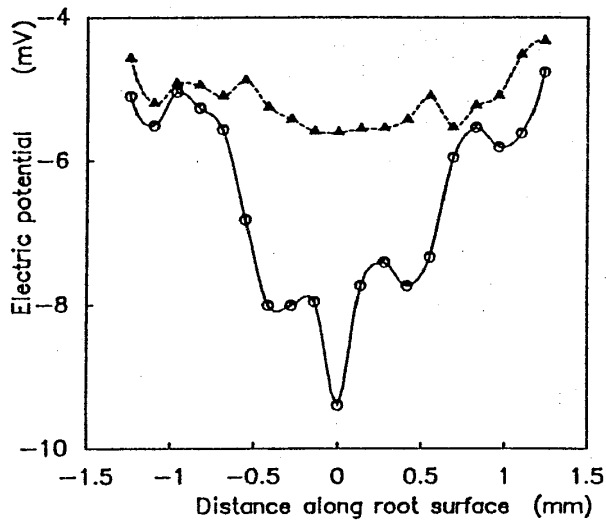


図3 側根の出現時の電位パターン 側根の出現した直後の周囲の表面電位パターンを示す。側根は、根の中心部付近から原基が発生し、やがて表面に現れてくるが、図で示したのは、直径約1 mmの主根の表面から0.2 mm程度側根が伸びた時点で測定したもので、その周囲を軸に沿って測定したものを○で、その反対側の主根の表面の電位を▲で示している。図の横軸は、現れた側根の先端を座標軸の原点としており、側根を中心として大きく負の電位の勾配が形成されている事が判る。これは側根の周囲で電流の吸い込みが起こっている事を表しており、主根の先端の様子と似ている。この段階では電流の湧出し部位は局在化していないが、側根の伸長とともに、主根で見られた電位パターンと同様の電位パターンが形成されるようになる。

これらの空間パターンは、根の成長と密接に関連している。主根の外部の、伸長領域と既長領域の間をプラスチック板とワセリンで電氣的に絶縁すると、伸長は阻害される⁽³⁾。他方、プラスチック板の一部に穴をあけたり伸長領域より後方を絶縁しても伸長の阻害は起こらない。この事は、既長領域から伸長領域や先端へ流れている電流が絶縁処理によって妨げられた結果、伸長が阻害されたと解釈される。また、表面電位を数時間以上測定してもパターンの変化はほとんど見られず安定しているが、酸素の供給を止めて呼吸を停止させると、パターンは消失していく⁽⁶⁾。図4に無酸素処理した時の表面電位パターンの変化を示す。図中で空間軸は、50 mmの位置が根の先端に相当し、時間軸は酸素の供給を停止してからの時間を表しており、表面電位パターンは、測定範囲の全域にわたってゆっくりと消失し平坦になっていく様子が判る。無酸素化してから2時間後には、表面電位パターンの消失とともに伸長もほとんど停止する。この事から、電位パターンは、呼吸に依存した起電性イオンポンプの活動によって維持されており、一種の散逸構造と見る事が出来る。

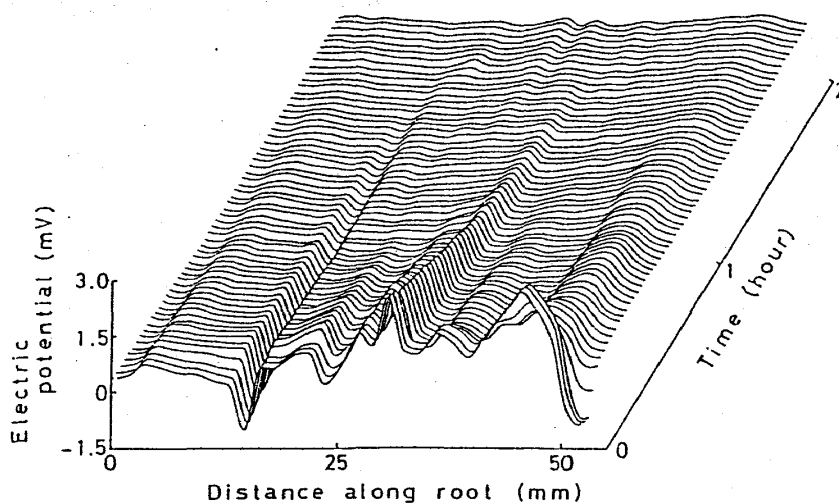


図4 無酸素処理による電位パターンの消失

3. 根の表面電位の時間的振動

前節で、主根の周囲に安定な電位の空間パターンが形成されている事を示したが、表面電位を連続的に測定すると、空間パターンの形状を乱さない程度の振幅で、時間的な振動も生じている事が判った。図5に根の表面電位及び根から離れた水溶液中の電位の時間変化の様子を示す。表面電位は、電極を根の先端に1本、伸長領域に2本置き、さらに既長領域に1cm間隔で4本並べて測定したものである。また、溶液中の電位の様子をみるために根の先端から1cm離れた位置にもう1本電極を置いた。図で横軸は時間、縦軸

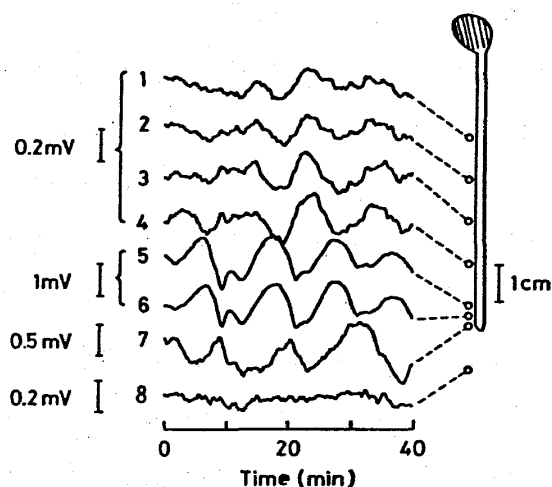


図5 表面電位の時間振動

は各電極の相対電位を表している。図から判るように、伸長領域の2点では周期約10分のはっきりとした振動が現れており、2点の振動の位相は揃っている。既長領域でも、伸長領域と同一周波数の振動がみられる。4点とも同位相であり、かつ伸長領域の振動と位相が反転している⁽⁷⁾。先端でも、伸長領域と逆相で振動している。先端及び伸長領域における振動振幅は既長領域の振幅に比べて4倍

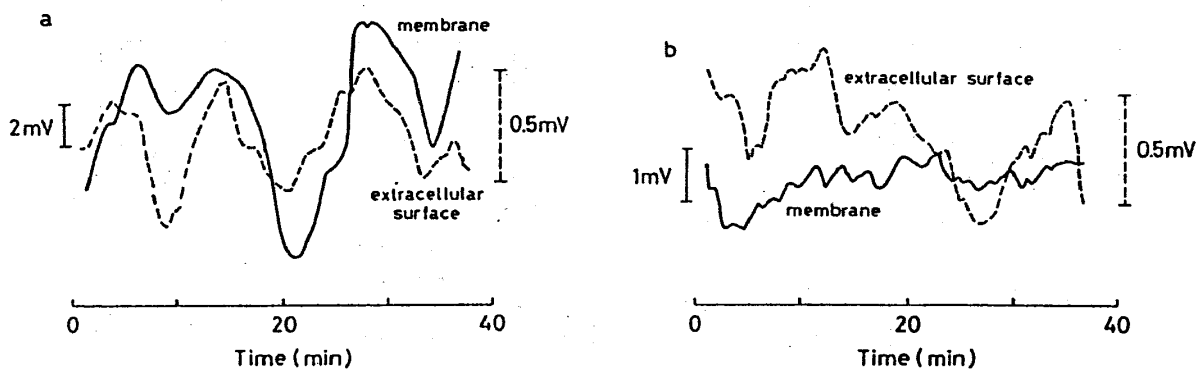


図6 表面電位と膜電位の時間変化

以上大きい。他方、根から離れた位置での電位には振動成分は見られない。

根の内部の状態を調べるために、既長領域と伸長領域で、表面電位とともに、内部に電極を刺入して膜電位を測定した結果を図6に示す。(a)は伸長領域、(b)は既長領域の表面電位(---)と膜電位(—)を示したものであり、横軸は時間、縦軸は電位を表している。表面電位に関しては、図5で示したのと同様に、既長領域と伸長領域で同じ周期の振動が現れているが、位相は180度ずれている。膜電位は既長領域では小さく不規則に変動しているものの、振動成分は現れていない。他方、伸長領域では、膜電位は表面電位と共に振動しており、この場合、表面電位の振動振幅が約0.5mVであるのに対して膜電位の振動振幅は約4mVと大きい。

この様に、根の表面電位として現れる振動現象は、伸長領域から遠く離れた領域を含む、根のほぼ全域にわたるコヒーレンシーを持っており、長距離の相互作用の存在が示唆される。一方、この振動現象は、根の成長活動にも密接に関連している事が実験的に明らかになっている⁽⁸⁾。表面電位の振動は同一の環境条件にしても、個体により周期のばらつきが大きく、また振動を示さない個体も存在する。図7は、30分間の伸びのヒストグラムを求めたもので、(a)は振動を示す個体群のものであり、(b)は振動を示さない個体群のものである。明らかに振動が見られない個体群は、振動を示す個体群よりも伸長速度が低い。また、振動を示す個体群の中でも、振動周波数が高い個体ほど伸長速度が高い傾向がある事も判った。

これらの実験事実から、振動源は伸長領域の内部に存在し、根の内部と表面の細胞膜を介して、根の全域にわたる表面電位の振動現象が現れると推測される。そこで、電気生理学的知見に基づいて電氣的な等価回路モデルで表

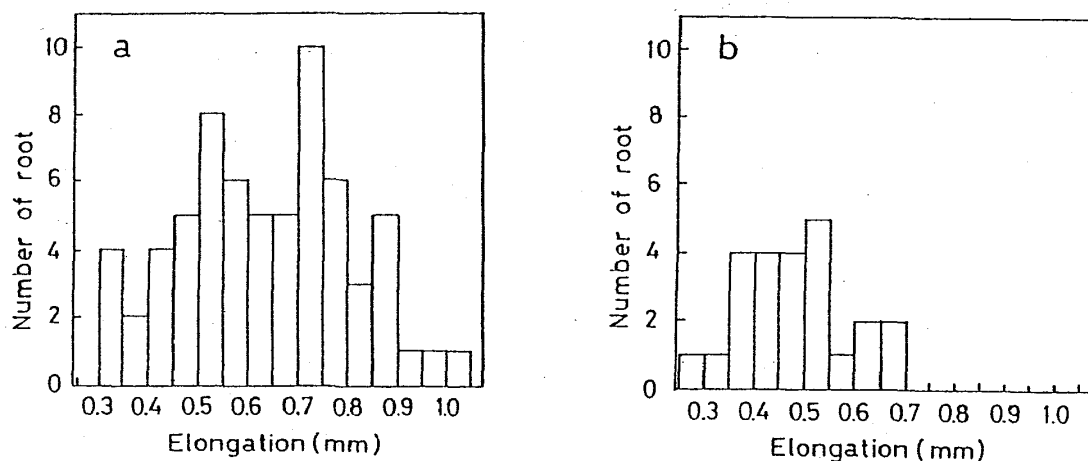


図7 伸長速度のヒストグラム

現して考察してみる．根は多くの細胞により構成されているが，細胞同士は細胞間連絡により互いに結合しており，細胞連続体とみなす事が出来る⁽⁹⁾．そこで，柔組織と呼ばれている細胞連続体内部，細胞膜を介した根の表面近傍の水溶液，及び根の中心に位置し，水の輸送を担っている導管の3つの領域に大きく分けてモデル化する⁽¹⁰⁾．図8 (a) はモデルを電氣的等価回路で示したもので，根の軸に沿って回路素子が分布している事を表している．表面側及び導管側の起電力と抵抗は，起電性イオンポンプとイオンチャンネルによるものを一緒に表したものである． R_s は根が浸っている外部溶液の長軸方向の抵抗， G_s は同じく溶液の半径方向のコンダクタンス， G_m は表面側の膜コンダクタンス， G_p は柔組織の半径方向のコンダクタンス， R_p は柔組織の

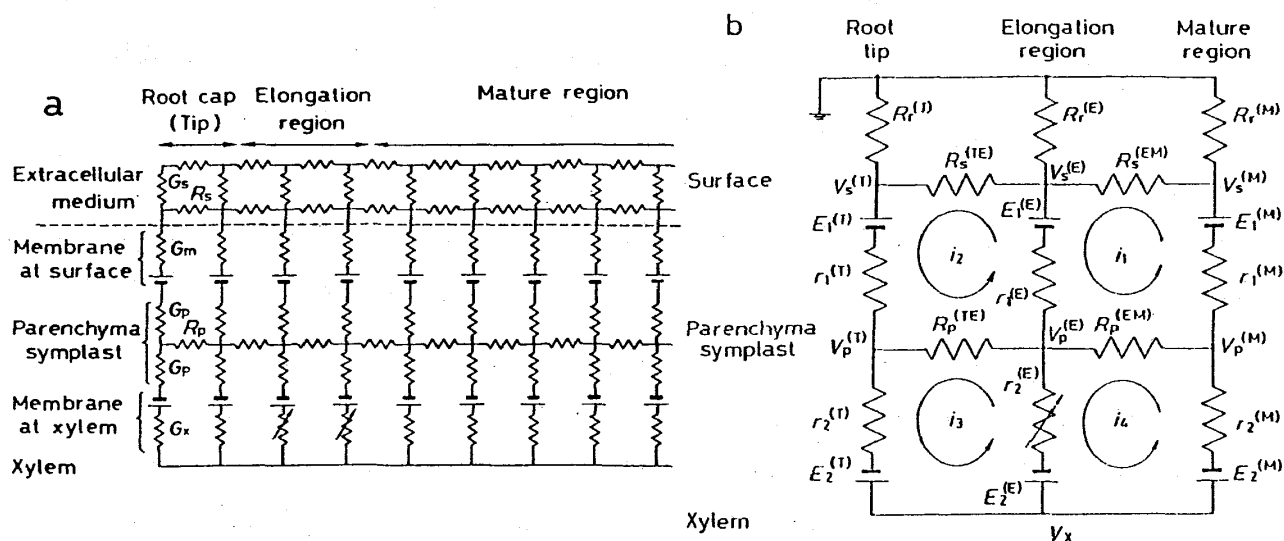


図8 根の電氣的等価回路

長軸方向の抵抗、 G_x は導管側の膜コンダクタンスを示している。ここで、伸長領域における導管側の膜コンダクタンスの変化を振動源と仮定した。伸長領域で、表面電位と表面側の膜電位の振動が同相であるという事実から、表面側ではなく導管側に振動源があると考えられるからである。表面電位を測定すると、既長領域においても広い範囲で振動現象が観測されるが、ここで伸長領域内部に振動源がある場合の振動の伝播について考えてみる。図8

(a)の等価回路では、軸方向に3本のケーブルが並んでいるとみなす事ができる。各抵抗値を実験的に妥当な値⁽¹¹⁾を代入して空間定数を求めると、外部溶液のケーブルでは2 mm、根の表面の膜を介したケーブルでは3 mmであるのに対して導管側の膜を介したケーブルでは70 mmと計算された。この事は、導管の膜抵抗の変化を源とする電位振動が、導管側の膜を介して遠くの既長領域まで伝播している可能性を示唆している。

根の軸方向に先端、伸長領域、及び伸長領域近傍の既長領域の3つの領域に分けて、等価回路をさらに簡単化すると図8(b)のようになる。この等価回路に基づいて、表面電位及び膜電位の位相関係を説明する事が出来る。各回路素子に従来の実験より得られている値を代入して計算すると、各領域の電位を求める事が出来る。図9にその結果を示す。これは、伸長領域の膜抵抗を正弦波的に変化させた時の伸長領域の表面電位と膜電位、及び既長領域

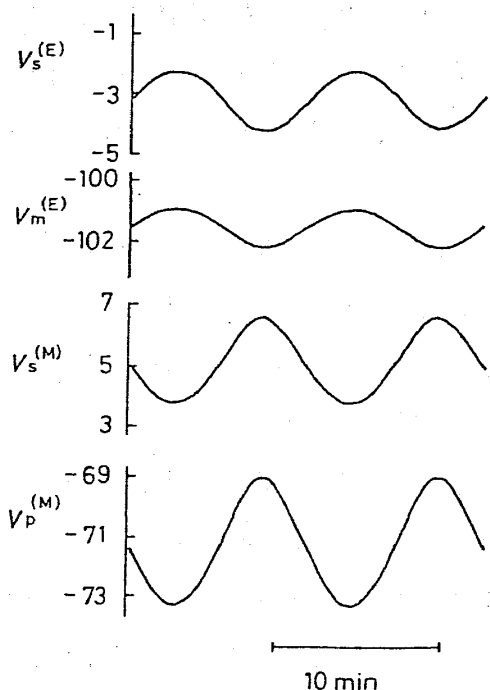


図9 等価回路による計算結果

の表面電位と内部電位の振動の様子を示したものである。確かに、実験で見られるように、伸長領域の表面電位と膜電位は同相で振動している。既長領域では内部電位及び表面電位ともに伸長領域の表面電位と逆相になっている事が判る。ただし、先端から離れるにしたがって、既長領域の表面電位の逆相成分は直ちに減衰し、代わりに、やはり伸長領域の表面電位と逆相の、既長領域の内部電位が導管を伝って既長領域全域に伝播し、それが表面電位に反映され、根の全域にわたる高いコヒーレンシーとして現れる事になる。

4. おわりに

高等植物の根に見られる電氣的パターンについて考察してきた。表面電位の測定を行うと、固有の安定な時空間構造を形成している事が判った。空間パターンや時間振動は、成長活動と密接な関係を持っている。また、表面電位パターンは、主根の成長のみならず、側根の発生時にも早い段階から現れる事が判った。表面電位の不均一性は、根の表面をよぎる電流ループの存在を反映しているが、ここで示した高等植物の根以外にも、車軸藻やフークスの仮根の成長時などにも見られ、生物の成長に伴って現れる普遍的な現象であるといえる。根の場合、伸長領域は根の先端付近数mmと狭い領域に限定されているにもかかわらず、伸長領域の周囲数cmにわたって大きな電流ループを形成している。この事は、成長活動が空間的に広い範囲での相互作用を伴っていることを意味している。

電氣生理学的知見を基にして根の電氣的等価回路モデルを求め、主として振動現象の位相関係の説明を試みた。伸長領域に1個の振動子が存在するという最も簡単な場合を考察した。しかし、表面電位と膜電位の位相は必ずしも常に同位相ではなく、わずかにずれているという場合もあるので、時には表面側の膜も自発的に振動する場合もあると思われる。また、既長領域と伸長領域の振動周期に2倍の差が生じたり、先端と伸長領域の振動周期が同一でなくなるようなケースも見られる。これらの現象は、非線形振動子の結合系に特有な現象であり、厳密には、複数の振動子を持つ複雑なシステムとして扱う必要がある。

しかしながら、いずれにしても本質的に、空間的に強く結合した系としてとらえられ、空間的相互作用が成長において重要な役割を持っていると考える事が出来る。空間的な相互作用を担うのは各種のイオンであるが、植物の場合は特に H^+ イオンが成長に重要な役割を持っている事が知られている。実際に主根の電位パターンとpHパターンを測定すると、強い相関性が見られた。 H^+ イオンの他にも成長に関係しているイオン種は数多くあり、例えば K^+ イオンは細胞の浸透圧調整に重要な役割を果たしている。これらの多くのイオンが、膜の起電性イオンポンプやチャンネルを介して相互作用しながら成長を制御していると考えられる。この様な、安定なイオン流の時間的

空間的構造を形成する一般的なメカニズムはまだ明かではないが、非平衡熱力学や生化学などの知見を基にして、成長の一般的な構造をさらに解明していく事が期待される。

参考文献

- (1) D.G.Spear, J.K.Barr and C.E.Barr, *J.Gen.Physiol.*, **54** (1969) 397.
- (2) R.Nuccitelli and L.F.Jaffe, *Dev.Biol.*, **49** (1976) 518.
- (3) K.Toko, S.Iiyama, C.Tanaka, K.Hayashi, Ke.Yamafuji and Ka.Yamafuji, *Biophys.Chem.*, **27** (1987) 39.
- (4) K.Toko, K.Hayashi and K.Yamafuji, *Trans.IECE Japan*, **E69** (1986) 485.
- (5) S.Ezaki, K.Toko, K.Yamafuji and F.Irie, *Trans.IEICE*, **E71** (1988) 965.
- (6) T.Yoshida, K.Hayashi, K.Toko and K.Yamafuji, *Ann.Bot.*, **62** (1988) 497.
- (7) K.Toko, M.Souda, T.Matsuno and K.Yamafuji, *Biophys.J.*, **57** (1990) 269.
- (8) M.Souda, K.Toko, K.Hayashi, T.Fujiyoshi, S.Ezaki and K.Yamafuji, *Plant Physiol.*, **93** (1990) in press.
- (9) H.Okamoto, K.Ichino and K.Katou, *Plant Cell Environ.* **1** (1978) 279.
- (10) K.Toko, T.Fujiyoshi, C.Tanaka, S.Iiyama, T.Yoshida, K.Hayashi and K.Yamafuji, *Biophys.Chem.*, **33** (1989) 161.
- (11) H.M.Behrens and D.Gradmann, *Planta*, **163** (1985) 453.